

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno – matematički fakultet

Biološki odsjek

Razmnožavanje zmija – oviparija, viviparija i ovoviviparija

Snake reproduction – ovipary, vivipary and ovovivipary

Paula Prpić

Preddiplomski studij znanosti o okolišu

(Undergraduate Study of Environmental Sciences)

Mentor: doc. dr. sc. Duje Lisičić

Zagreb, 2019.

## Sadržaj

Uvod.....	1
Načini razmnožavanja zmija.....	2
Prije parenja .....	2
Borbe mužjaka oko ženki.....	2
Oblici spermatogeneze.....	2
Oplođnja.....	2
Oviparija .....	3
Građa i formiranje jaja .....	3
Utjecaj okoliša na jaja.....	3
Viviparija .....	4
Utjecaj okolišnih čimbenika na razvoj viviparije .....	4
Ovoviviparija .....	5
Okolišni uvjeti.....	6
Zaključak.....	7
Literatura.....	8
Sažetak .....	9
Summary .....	9

## Uvod

Zmije (Serpentes) su podred unutar razreda gmazova (Reptilia), reda ljuskaša (Squamata). Evoluirale su iz predaka nalik današnjim gušterima tijekom jure (Young 1962). Specifične su anatomske građe – dugačko tijelo prekriveno ljuskama, bez prednjih i stražnjih udova, a umjesto pomičnih očnih kapaka oko prekriva cjelovita, prozirna ljuska. Na uspješnost tog osnovnog plana građe ukazuje činjenica da nastanjuju sve kontinente osim Antartike (Mullin and Seigel 2009). Njihov život, a svakako i preživljavanje, u tako raznolikom spletu staništa ne bi bilo moguće bez cijelog niza prilagodbi koje su razvile kroz svoju evoluciju. Mnoge svojim izgledom oponašaju (mikro)staništa u kojem žive, druge šalju jasno upozorenje potencijalnim predatorima, a neke oponašaju izgled drugih zmija (Buasso, Leynaud, and Cruz 2006). Zbog gibanja po raznolikom površinama te nedostatku udova, razvile su nekoliko vrsta kretanja. Neke vrste mogu plivati, roniti i kretati se površinom vode, poput bjelouški i ribarica, dok se druge kreću samo po kopnu. Postoji nekoliko načina kretanja kopnom, to su: bočno uvijanje, pravocrtno kretanje, kretanje poput harmonike, proklizavajuće odgurivanje i postrano gibanje (Lillywhite 2014). Neobičan način kretanja ima vrsta *Chrysopelea paradisi* Boie 1827, koja se s grana spušta na tlo jedrenjem kroz zrak (Socha 2005). Također, ima mnogo različitosti u njihovom hranjenju i načinu savladavanja plijena. Mogu pojesti plijen puno veći od njihove glave, zbog mogućnosti odvajanja gornje i donje čeljusti. Otrovnice svoj plijen imobiliziraju i ubijaju venomom, a jedna od metoda kod neotrovnica je davljenje (Lee, Bell Jr., and Caldwell 1999).

Raznolike su i po pitanju razmnožavanja. I tu su razvile cijeli niz prilagodba, zbog specifičnosti svoje anatomije i staništa na kojima žive (Lillywhite 2014). Kod zmija postoje tri osnovne grupe razmnožavanja. To su oviparija, viviparija i ovoviviparija (Lillywhite 2014).

## Načini razmnožavanja zmija

### Prije parenja

#### Borbe mužjaka oko ženki

U svojim borama mužjaci se isprepliću te pokušavaju jedan drugome glavu pritisnuti o tlo. Obično pobjeđuje veći mužjak. Nakon borbe gubitnika napušta mjesto borbe (Kreiner 2007).

Borbe mužjaka oko ženki nisu prisutne među svim vrstama. Kod nekih vrsta, poput bjelouške i ribarice, po nekoliko se mužjaka mota u klupko oko jedne ženke (eng. *mating balls*) (Madsen and Shine 1993).

#### Oblici spermatogeneze

Postoje dva oblika spermatogeneze. Prvi se naziva *berus*-tip, po riđovki, *Vipera berus* (Linnaeus 175), jednoj od vrsta s tim oblikom spermatogeneze. Za nju je karakteristično stvaranje sperme u jesen. Drugi oblik je *aspis*-tip, po talijanskoj ljutici, *Vipera aspis* (Linnaeus 1758). Taj tip spermatogeneze imaju i poskok i planinski žutokrug. Kod vrsta s tim tipom spermatogeneze, sperma se stvara više-manje kontinuirano. Većina ih čuva spermu do proljeća, kako bi se mogli pariti relativno brzo nakon hibernacije. No, parenje u jesen je isto moguće. Predstavnici tog tipa su i Seonaejeva ljutica te Latastejeva ljutica (Kreiner 2007).

### Oplodnja

Zmije, poput drugih gmazova, imaju unutarnju oplodnju. U gornjem (kranijalnom) dijelu jajovoda dolazi do spajanja jajne stanice sa spermijem. Do oplodnje u nekim slučajevima dolazi odmah nakon parenja. No, parenje i oplodnja se ne moraju vremenski poklapati. Na primjer, neke vrste se mogu pariti krajem ljeta ili na jesen, a mladi će se roditi tek iduće ljeto, bez da je između bilo parenja (Lillywhite 2014). Također, ženke mogu imati dva ili više legla nakon samo jednog parenja. Dodatno, postoji mogućnost da ženka zadrži spermu u sjemenim vrećicama unutar jajovoda. U tom slučaju do oplodnje dolazi kasnije, nakon jednog ili nekoliko mjeseci ili godina. Takva odgođena/naknadna oplodnja pogodna je za slučaj ako se ženka ne uspije najesti dovoljno u prvom dijelu godine, odnosno u slučaju niske gustoće populacije (Lillywhite 2014).

## Oviparija

Većina zmija liježe jaja. Takav se način razmnožavanja naziva oviparija, a zmije koje se tako razmnožavaju su oviparne (Lodé 2012).

### Građa i formiranje jaja

Jaja od različitih vrsta razlikuju se po veličini i obliku. Najčešće su elipsoidna, a rjeđe okrugla. Embriji oviparnih zmija nalaze se unutar ljuske. Ljuska je građena od dva sloja. Unutarnji sloj čine proteinska i elastična vlakna. Iako ona daju čvrstoću, ljuska je polutvrda i može se širiti. Širenje ljuski potrebno je zato što embriji tijekom razvoja upijaju vodu, zbog čega rastu. Vanjski sloj čine kristalići kalcijevog karbonata ( $\text{CaCO}_3$ ). Takva mineralizirana struktura čini vanjski sloj debljim i čvršćim. Iako su zmijska jaja slična jajima ostalih gmazova i ptica, postoje bitne razlike. To omogućava jajima da se djelomično rastežu, ali savijanjem se stvara pritisak na druge dijelove jajeta. Druga razlika je u propusnosti. Zmijska jaja su propusna, što znači da se vlaga iz okoline može upijati u jaje. Zbog toga jaje može udvostručiti ili čak utrostručiti svoj volumen. Ljuska se formira unutar jajovoda. Vlaknaste strukture, koje omataju jaje, proizvode se iz specijaliziranih žlijezdi u jajovodu. Tako se stvara donji sloj ljuske. Na njega dolazi površinski sloj, koji služi da embrij dobiva dovoljne količine kalcija u razvoju. Te se strukture zovu membrane ljuske (eng. *eggshell membranes*) i štite unutrašnjost jajeta nakon što se ova polože. Prije oljuštavanja (eng. *shelling*) dolazi do zadebljanja jajovoda. Ono je uzrokovano povećanjem ljušnih žlijezdi (eng. *shell glands*) te zadebljanjem vezivnog tkiva i miškulature koja okružuje maternicu (Lillywhite 2014). Prije izlijeganja, jaja preko maternice dobivaju potrebnu vodu i kisik. Nakon što budu izlegnuta, energiju i potrebne hranjive tvari dobivaju iz žumanjka (Lodé 2012).

Na samom kraju inkubacije, mlade zmije zauzimaju gotovo cijeli prostor unutar ljuske. Da bi izašle, moraju napraviti otvor na ljusci. Za to im služi struktura nalik zubiću, koja se formira na vrhu predgornjočeljusne kosti. Ubrzo po izlasku iz jajeta taj zubić se odbacuje (Kreiner 2007).

### Utjecaj okoliša na jaja

Najbitniji čimbenici za vrijeme inkubacije jaja su temperatura i vlaga. O njima ovisi koje će veličine i oblika biti jaja te koliko brzo će rasti embrio. Ženke moraju odabrati mjesta za polaganje jaja na kojima će ona imati optimalnu temperaturu i vlagu sve do izlaska mladunaca, ali i biti zaštićena od mehaničkih oštećenja (Lillywhite 2014). Nepovoljni uvjeti smanjuju

šansu za uspješan razvoj i izlijevanje, mogu dovesti do raznih deformacija i uzrokovati smrt embrija. Niske temperature mogu dovesti do smrzanja embrija ili usporiti njegov razvoj. Povoljna razina vlage neophodna je za razvoj embrija. Značajnije odstupanje u ikom smjeru dovodi do smrti embrija (Lillywhite 2014).

## Viviparija

Drugi način razmnožavanja je viviparija. Za razliku od oviparnih, viviparne zmije ne razvijaju jaja. Njihov se embrij zadržava unutar jajovoda sve dok nije potpuno razvijen. Embrij dobiva hranjive tvari preko posteljice (placente) (Lodé 2012). Placentacija se kod zmija razvila usporedno s viviparijom. Posteljica je formirana spajanjem vanembrijskih membrana (eng. *extraembryonic membranes*) s tkivom jajovoda i maternice. Bogato je opskrbljena krvnim žilama, kojima se prenose hranjive tvari i kisik. Da bi prijenos tvari preko posteljice funkcionirao, evolucijski su bile potrebne izmjene u sastavu jajeta i stanjivanje ljuske. Te promjene su dovele do povezanosti membrana fetusa sa sluznicom jajovoda. Naknadno je takav spoj doveo do specijaliziranih načina prijenosa hranjivih tvari i kisika iz majke u embrij (Lillywhite 2014).

Postoji mogućnost da broj jaja koja budu izbačena tijekom ovulacije bude veći od broja rođenih potomaka. Jedan od načina zbog kojeg se to može dogoditi je resorpcija embrija za vrijeme trudnoće, kao kod vrste *V. aspis* (Bonnet et al. 2008).

### Utjecaj okolišnih čimbenika na razvoj viviparije

Viviparne vrste u pravilu nastanjuju područja na višim nadmorskim visinama i višim geografskim širinama, gdje su niže temperature (Feldman et al. 2015). Na takvim područjima viviparija je prednost, jer ženka svojim ponašanjem može reagirati na promjene u temperaturi okoliša, te se shodno tome više ili manje grijati. Zbog toga je, za razliku od jaja oviparnih zmija, koja potpuno ovise o mikrookolišu u kojem su položena, smanjen rizik smrti embrija uslijed nepovoljnih vremenskih prilika (Lillywhite 2014). Evolucija viviparije povezana je s prednostima koje viviparne vrste imaju glede termoregulacije. Nošenje mladih unutar tijela omogućuje ženkama preciznije i kvalitetnije reguliranje temperature za razvoj mladunaca. Time se ubrzava embrionalni razvoj. Brži embrionalni razvoj osigurava mladim zmijama dovoljno vremena da se nahrane i snađu u staništu prije dolaska hladnijih temperatura (Lillywhite 2014).

Slična povezanost načina razmnožavanja s geografijom i uvjetima u okolišu primijećena je i kod guštera. Viviparija se širom svijeta razvila u preko sto vrsta zmija i guštera (Feldman et al.

2015). No, na usporedivim geografskim širinama veći je udio viviparnih zmija nego guštera. Kod zmija je evoluirala konvergentno unutar četrnaest rodova koji nastanjuju gotovo sve tipove staništa (Lillywhite 2014).

Različite vrijednosti temperature kod iste vrste (npr. *V. aspis*) utječu na temperaturu tijela ženke, trajanje trudnoće, vijabilnost zametka i fenotip potomstva. Vruće vrijeme tijekom lipnja, kada je početak inkubacijskog perioda, rezultiralo je povećanjem broja trbušnih ljusaka mladunaca. Toplije temperature tijekom srpnja, na sredini inkubacijskog perioda, ubrzale su razvoj, a time i skratile vrijeme inkubacije. Vrućine tijekom kolovoza, pri kraju inkubacijskog perioda, smanjile su broj mrtvorodenih mladunaca (Lourdais et al. 2004).

### Ovoviviparija

Treći način razmnožavanja je ovoviviparija. Sadrži karakteristike i oviparije i viviparije. Kao i oviparne zmije, ovoviviparne stvaraju jaja i nema neposredne izmjene hranjivih tvari između majke i embrija. Za razliku od oviparije, jaja se inkubiraju unutar tijela ženke za vrijeme cijelog embrionalnog razvoja. Na samom kraju inkubacije, mladi izlaze iz ljuske jajeta, koja je ustvari samo vrlo tanka prozirna opna, i rađaju se kao viviparne vrste (Lodé 2012). Primjeri ovoviviparnih vrsta u Hrvatskoj su smukulja (*Coronella austriaca*) i zmije roda *Vipera* (Kreiner 2007).

## Okolišni uvjeti

Zmije su ektotermne, zato je temperatura vrlo bitan čimbenik njihovog okoliša. Utječe na aktivnost, metabolizam, dostupnost plijena, pa time i na razmnožavanje. Signali iz okoliša, koji imaju utjecaj na razmnožavanje, od većeg su značaja u umjerenom pojasu nego u tropskim krajevima. U umjerenom pojasu zmije za vrijeme hladnih temperatura hiberniraju (Lillywhite 2014). Nakon hibernacije, u proljeće kad zatopli, slijedi parenje (Kreiner 2007). Mnoge zmije razmnožavaju se jednom godišnje ili rjeđe, a to se u pravilu poklapa s duljinom perioda aktivnosti. Toplije temperature potiču specifično ponašanje i udvaranje, kao i promjene u aktivnost spolnih žlijezda. Te su promjene jače izražene kod jedinki koje su ranije bile izložene niskim temperaturama (Lillywhite 2014). S druge strane, hladnija klima općenito usporava stopu razmnožavanja – u hladnijim krajevima zmije se u pravilu pare rjeđe nego u toplijima (Kreiner 2007).

Osim temperature, bitan čimbenik je i duljina dana. U umjerenom pojasu duljina dana se mijenja tijekom izmjene godišnjih doba. Fotoperiodizam važan je za reproduktivne aktivnosti ptica i nekih drugih životinja. No za zmije je bitnija temperatura, zbog njihove ektoternosti. Također, promjene u duljini dana se ne primijete ispod zemlje, a mnoge zmije tamo hiberniraju. Stoga temperatura ostaje bitniji čimbenik (Lillywhite 2014).

Još jedan čimbenik o kojem razmnožavanje ovisi jest dostupnost hrane. Potrebna je dovoljna količina hranjivih tvari da bi se žumanjak formirao i osigurao uspješan embrionalni razvoj (Lillywhite 2014).

Vrste u tropskim predjelima također se razmnožavaju jednom godišnje. Temperatura je i u tim područjima jedan od čimbenika, iako nema tolikih sezonskih varijacija kao u umjerenom pojasu. Još jedan bitan čimbenik u tropima je vlaga. Sezonske izmjene oborina su vrlo važne u područjima gdje svake godine dolazi do suše (Lillywhite 2014).



## **Zaključak**

Prilagođavajući se na svoju okolinu, zmije su razvile raznolike prilagodbe za sve svoje aktivnosti, među njima i za razmnožavanje. Jedan od ključnih čimbenika koji zahtjeva takve prilagodbe je temperatura, zato što su zmije ektotermne. Kako bi embrionalni razvoj bio uspješan, mladunci moraju biti u odgovarajućem okolišu s optimalnom temperaturom i vlagom (Lillywhite 2014). Način na koji se razmnožavaju uvelike ovisi o tipu staništa na kojem žive. Hladnije temperature usporavaju razmnožavanje, a mogu imati i štetan utjecaj na razvoj embrija (Lodé 2012). U područjima gdje nema vrlo hladnih temperatura ili suša, moguća je oviparija. U višim geografskim širinama i visinama zmije se češće razmnožavaju viviparijom, kako bi se izbjeglo smrzavanje jaja. Treći način je ovoviviparija, odnosno kombinacija oviparije i viviparije. Osim na razmnožavanje, temperatura ima znatan utjecaj i na aktivnost i metabolizam. Među ostalim faktorima, znatan utjecaj imaju i vlaga, sezonska izmjena u količini oborina te dostupnost hrane u okolišu (Lillywhite 2014).

## Literatura

- Bonnet, Xavier, Serge Akoka, Richard Shine, and Léandre Pourcelot. 2008. "Disappearance of Eggs during Gestation in a Viviparous Snake (*Vipera Aspis*) Detected Using Non-Invasive Techniques." *Acta Herpetologica* 3 (2): 129–37.
- Buasso, Carlos M., Gerardo C. Leynaud, and Felix B. Cruz. 2006. "Predation on Snakes of Argentina: Effects of Coloration and Ring Pattern on Coral and False Coral Snakes." *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 41 (3): 183–88. <https://doi.org/10.1080/01650520600630725>.
- Feldman, Anat, Aaron M. Bauer, Fernando Castro-Herrera, Laurent Chirio, Indraneil Das, Tiffany M. Doan, Erez Maza, et al. 2015. "The Geography of Snake Reproductive Mode: A Global Analysis of the Evolution of Snake Viviparity: The Geography of Snake Reproductive Mode." *Global Ecology and Biogeography* 24 (12): 1433–42. <https://doi.org/10.1111/geb.12374>.
- Kreiner, Guido. 2007. *The Snakes of Europe: All Species from West of the Caucasus Mountains*. Frankfurt am Main: Edition Chimaira.
- Lee, Michael S. Y., Gordon L. Bell Jr., and Michael W. Caldwell. 1999. "The Origin of Snake Feeding." *Nature* 400: 655–59.
- Lillywhite, Harvey B. 2014. *How Snakes Work: Structure, Function and Behavior of the World's Snakes*. Oxford ; New York: Oxford University Press.
- Lodé, Thierry. 2012. "Oviparity or Viviparity? That Is the Question...." *Reproductive Biology* 12 (3): 259–64. <https://doi.org/10.1016/j.repbio.2012.09.001>.
- Lourdais, Olivier, Richard Shine, Xavier Bonnet, Michael Guillon, and Guy Naulleau. 2004. "Climate Affects Embryonic Development in a Viviparous Snake, *Vipera Aspis*," 11.
- Madsen, Thomas, and Richard Shine. 1993. "Male Mating Success and Body Size in European Grass Snakes." *Copeia* 1993 (2): 561. <https://doi.org/10.2307/1447163>.
- Mullin, Stephen J., and Richard A. Seigel, eds. 2009. *Snakes: Ecology and Conservation*. Ithaca: Comstock Pub. Associates/Cornell University Press.
- Socha, J. J. 2005. "A 3-D Kinematic Analysis of Gliding in a Flying Snake, *Chrysopelea Paradisi*." *Journal of Experimental Biology* 208 (10): 1817–33. <https://doi.org/10.1242/jeb.01579>.
- Young, John Zachary. 1962. "The Life of Vertebrates," 848.

## Sažetak

Zmije su vrlo raznolika i široko rasprostranjena skupina životinja. Nastanjuju raznolika staništa, što zahtjeva specifične prilagodbe. Kao i za niz drugih aktivnosti, morale su razviti prilagodbe za razmnožavanje. Pod te prilagodbe spada i osiguravanje uspješnog embrionalnog razvoja mladih. Većina zmija razmnožava se jednom godišnje, i to nakon hibernacije. Za razvoj različitih oblika razmnožavanja glavni čimbenik je bila temperatura. Prvi način je oviparija, odnosno izlaganje jaja koja se dalje inkubiraju do kraja embrionalnog razvoja. Drugi je viviparija, odnosno zadržavanje embrija unutar jajovoda do kraja njegovog razvitka. Taj oblik se pojavljuje u hladnijim krajevima u kojima bi hladnoća mogla nepovoljno djelovati na razvoj embrija unutar jaja izloženih uvjerima u okolišu. Treći je ovoviviparija, koja ima značajke i oviparije i viviparije. Ovoviviparne zmije stvaraju jaja, nema direktne izmjene hranjivih tvari između majke i embrija, ali na kraju svog razvoja embriji unutar majke izađu iz jajeta i rađaju se kao viviparne vrste. Temperatura je općenito vrlo bitna za život zmija, jer utječe na njihovu aktivnost i metabolizam. Osim temperature, važni okolišni čimbenici koji također utječu na razmnožavanje zmija su vlaga i dostupnost hrane.

## Summary

Snakes are a very diverse and widespread group of animals. They occur in a wide variety of habitats, which requires specific adaptations. Like a lot of other activities, adaptations regarding reproduction had to evolve as well, in order to ensure successful embryonic development. Most snakes reproduce once a year, after hibernation. Temperature was the main factor for development of different reproductive modes. The first mode is ovipary. Oviparous snakes lay eggs which are incubated outside of females' bodies before the completion of embryonic development. The second mode is vivipary. Viviparous snakes keep their embryos inside their body until the end of its development. This form occurs in colder areas, where lower temperatures could adversely affect embryonic development within eggs exposed to environmental conditions. The third form is ovivivipary, which contains features of both ovipary and vivipary. Ovoviviparous snakes produce eggs and there is no direct transport of nutrients between the mother and the embryo. But in the end of its development, the embryos emerge from the eggs inside the mothers' bodies and are born as in viviparous species. Temperature is generally very important for the life of snakes as it affects their activity and metabolism. Humidity and food availability are also important environmental factors influencing snake reproduction.